

Criterios de Interpretación de la Edad en los Otolitos de la Caballa del Atlántico Nordeste (*Scomber scombrus*)



**Begoña Villamor, María Rosario Navarro, Clara Dueñas-Liaño, Ana
Antolínez**

Proyecto BIOPEL, Junio 2016



Formato recomendado con fines de citación:

Villamor, B., Navarro MR., Dueñas-Liaño, C., Antolinez, A. 2016. Criterios de Interpretación de la Edad en los Otolitos de la Caballa (*Scomber scombrus*) del Atlántico Nordeste. Documento Interno del IEO, Proyecto BIOPEL. Repositorio del IEO.

Contenido

1. Introducción.....	5
2. Breves notas biológicas	5
3. Protocolo de lectura de edad (ICES WKARMAC, 2010)	7
4. Interpretación del otolito	9
5. Anillos falsos y divididos.....	10
6. Factores que afectan a la formación de los anillos anuales	10
6.1 Formación del primer anillo de invierno	10
6.2 Edad de madurez.....	11
6.3 Reducido crecimiento en los peces mas viejos	11
7. Estimación de la edad utilizando imágenes digitales.....	12
8. Control de calidad de las lecturas de edad.....	13
9. Colección de otolitos de referencia	13
10. Referencias	19

1. Introducción

La determinación de la edad de los organismos marinos requiere un continuo proceso de mantenimiento de la consistencia del criterio de interpretación de cada lector de edad y de los lectores de edad de los diversos laboratorios entre sí (Panfili et al., 2002). El objetivo final de todo el trabajo de interpretación de la edad es establecer métodos que sean exactos, precisos y prácticos, de modo que puedan usarse rutinariamente en la interpretación de la edad de numerosas muestras necesarias para la evaluación de las especies marinas explotadas (Panfili et al., 2002).

Este manual tiene como objetivo describir los métodos para la determinación de la edad anual de la caballa (*Scomber scombrus*, L. 1758). Las técnicas para la determinación de la edad en estructuras calcificadas de especies pelágicas y bentónicas (disección, preparación y métodos) en el área del ICES (aguas atlánticas europeas) se han descrito recientemente en un manual publicado tanto en inglés como en castellano (Villamor et al., 2015; 2016). Este nuevo manual que presentamos aquí se centra sólo, pero en mayor profundidad, en los criterios utilizados y estandarizados a nivel europeo para la interpretación de los anillos de crecimiento anual en los otolitos (lectura de otolitos) de la caballa del Atlántico Nordeste. Este manual tiene como finalidad servir de referencia para los lectores de edad de la caballa en los laboratorios del IEO y pretende también ser una guía para el entrenamiento de los nuevos participantes (lectores) en la determinación de la edad en los otolitos de caballa, para suplementar y complementar el entrenamiento que reciben del lector experto asignado para entrenarlos. También pretende ser una guía dinámica, que pueda cambiar a medida que sean introducidos nuevos criterios de interpretación tras ser evaluados y adoptados a nivel europeo. Este manual se basa en los últimos intercambios, talleres y publicaciones sobre la determinación de la edad de la caballa (ICES, 1995; 2010). También se hace referencia a la biología de la especie ya que es fundamental tener conocimiento de ella para poder interpretar los otolitos con mayor precisión.

2. Breves notas biológicas

La Caballa es una especie pelágica de crecimiento rápido, pero relativamente longeva (más de 15 años).

La Caballa del Atlántico Nordeste es una especie migratoria (Figura 1) y por consiguiente la mezcla del stock se debe considerar siempre al leer los otolitos. La caballa desova desde enero en aguas portuguesas y en el Golfo de Vizcaya hasta agosto en el Mar del Norte. Como el desove ocurre en diferentes veces en las distintas zonas, los otolitos pueden mostrar diferentes tamaños en el primer año de crecimiento y el crecimiento de cualquier clase anual dada es variable. El borde del otolito puede ser también variable debido a esto, ya que el crecimiento comenzará en diferentes momentos del año.

La puesta en el Cantábrico tiene lugar de febrero a junio, alcanzando su máximo en marzo-abril (Solá et al., 1990). Durante el periodo de puesta cada hembra expulsa unos 300.000 huevos. El

periodo de incubación de los huevos es de 5 a 10 días entre 10 y 17 °C y las larvas de caballa eclosionan con una longitud de 3 a 3.5 mm. Estudios de marcado-recaptura mostraron que los juveniles tienden a permanecer en las áreas de cría hasta la edad de madurez (3 años), uniéndose a continuación a la ruta migratoria de la población adulta (Uriarte et al., 2001).

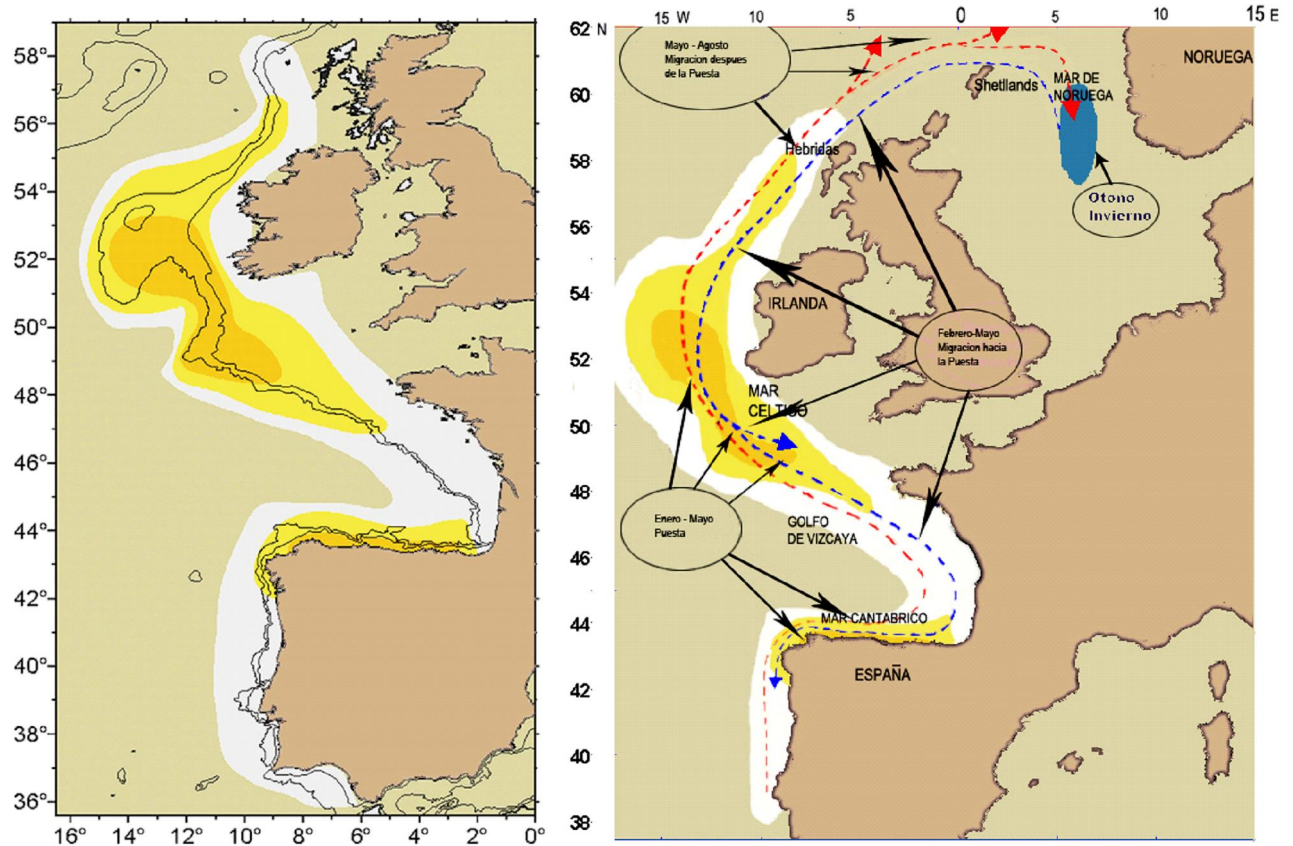


Figura 1. Distribución esquemática de las áreas de puesta de la caballa del Atlántico Nordeste (panel izquierdo) y patrón general de la distribución espacial y migración de los adultos de caballa en el Atlántico Nordeste (panel derecho). (Villamor, 2008)

La madurez se alcanza normalmente a los 2-3 años y el crecimiento se ralentiza drásticamente en este punto. El crecimiento de la caballa es muy rápido en los primeros meses, alcanzando 22 cm al final del año en el que nacieron, grupo de edad 0 (Villamor et al., 2004a). La tasa de crecimiento de la caballa es elevada durante el primer año de vida (alcanza 25 cm a la edad 1) y después se ralentiza rápidamente (29 cm y 32 cm a las edades 2 y 3 respectivamente). La caballa llega a 41 cm a los 10 años de edad y los individuos más viejos (más de 15 años) alcanzan 44 cm. La caballa puede alcanzar una talla máxima de 70 cm (Navarro et al., 2012), aunque comúnmente la talla máxima alcanzada es 45 cm. La edad máxima reportada ha sido de 23 años en el norte de Europa (ICES, 1995). En el Cantábrico, la talla máxima registrada para esta especie es de 59.2 cm con una edad máxima de 20 años (Navarro et al., 2012).

La caballa no tiene vejiga natatoria y por lo tanto puede cambiar rápidamente la profundidad sin sufrir las diferencias de presión. La variabilidad en las tasas de crecimiento anuales de la caballa del Atlántico Nordeste puede estar influenciada por factores ambientales, así como por

factores de la población, por su ciclo de vida y también por efecto de la denso-dependencia. Durante sus migraciones, las caballas adultas están sujetas a condiciones ambientales muy variables (por ejemplo el afloramiento, cambios de temperatura,...), que influyen en su crecimiento y potencial reproductivo y puede tener un efecto importante en el crecimiento de los juveniles. Dawson (1991) y Villamor et al. (2004) hipotizaron que las diferencias de crecimiento de la caballa entre las diferentes áreas podrían estar causados por cambios espaciales y temporales graduales en la talla por edad durante la migración. El pez más grande de cierta edad puede migrar a grandes distancias, llegar a las zonas de desove antes, y dejar las áreas de alimentación antes que los más pequeños (Jansen and Gislason, 2011). Esto daría lugar a sucesivos cambios en la talla y el peso por edad y, por lo tanto a un patrón de crecimiento variable a lo largo del rango de la distribución geográfica de la especie.

En los últimos años el stock de caballa del Atlántico Nordeste (NEA) ha mostrado cambios tanto en el momento y la extensión de sus migraciones, que a su vez han afectado a la actividad de las diferentes flotas a lo largo de la plataforma europea, fuertemente acoplados con este comportamiento de la migración. Además, también se ha observado un aumento en la variabilidad del reclutamiento, cambios en la distribución y la migración e incluso variación en la época de reproducción. (Punzon and Villamor, 2009; Jansen et al. 2012; ICES, 2015).

Estos cambios en la distribución de la caballa podrían tener un impacto en la estructura de la población y, por tanto, podría tener efectos sobre los parámetros biológicos de esta especie. Una marcada reducción en el crecimiento se ha observado en el stock de caballa NEA en los últimos años, tanto el componente oeste como en el del sur. Este cambio ha sido evidente en la talla media de cada edad a partir de 3 años en adelante, es decir la caballa adulta, pero no en la parte juvenil de la población (Villamor et al, 2013; Olafsdottir et al, 2014).

Por todo esto se debe tener cuidado en la interpretación de los datos sobre estudios de crecimiento, especialmente para las especies migratorias como la caballa. Las muestras pueden ser poco representativas, debido que pueden faltar elementos de la población, ya que toda la cohorte puede no estar presente en la zona donde se tomaron las muestras. Por otra parte, la interpretación del crecimiento depende de la época de cuando se obtienen las muestras.

3. Protocolo de lectura de edad (ICES WKARMAC, 2010)

Observación: Los otolitos de caballa se observan bajo una lupa binocular, montados en placas negras recubiertas de resina transparente no plástica. También en algunos casos y para toma de medidas biométricas, la edad se estima de la lectura de imágenes digitales (ver sección 8).

Iluminación: luz reflejada utilizando iluminadores de fibra óptica

Aumentos: entre 20x y 40x aumentos según el tamaño del otolito

Eje de lectura: Se cuentan los anillos translúcidos (hialinos), preferiblemente en la parte anterior (*rostrum*) y posterior (*post-rostrum*) del otolito. Cuando se registran diferentes edades en las dos áreas del otolito, se considera la edad mayor (ICES, 1995).

Criterios para la determinación de la edad anual: Se siguen los recomendados en ICES, 1995 e ICES, 2010.

- La fecha del cumpleaños se considera el 1 de enero.
- Se asume que esta especie forma cada año una zona hialina y una zona opaca. La formación de las dos zonas tiene lugar durante un año.
- El incremento de verano (zona opaca) debe ser continuo alrededor del otolito (el "anillo" debe ser visible en al menos dos áreas).
- La anchura relativa de cada anillo debe ser progresivamente menor a medida que el otolito crece.
- En la Tabla 1 se describe como se asigna la edad. Para la caballa capturada en el 1º y 2º trimestre, se cuentan todos los anillos de invierno y el borde translúcido (hialino). El borde hialino siempre se cuenta como un anillo de invierno, aunque este nada o muy poco visible. A veces, en los peces jóvenes de la División VIIIc-IXa, el nuevo anillo no se puede contar, ya que depende de la cantidad de crecimiento opaco que esté presente (Figura 2). Así, el área de captura es muy importante en este trimestre. La decisión de incluir o no el margen se debe basar en la zona (hasta abril y mayo).
- Para los otolitos capturados desde 1 julio al 31 diciembre el lector debe asumir que el anillo hialino último no está completamente formado y por lo tanto no se cuenta. Sin embargo, si este último anillo es grueso, entonces es probable que sea del año pasado. Se ha observado que a veces se ve una zona opaca estrecha en el borde de algunos otolitos y puede ser debido a un cambio en el patrón de crecimiento de verano. La zona translúcida (hialino) que aparece antes de esta zona opaca se deben contar.
- El borde de los otolitos. El momento de la formación del anillo opaco en el borde del otolito difiere considerablemente de un área a otra. Es útil recoger información sobre qué meses se forma el borde opaco y el translúcido (hialino) en el otolito para cada área y para cada edad de los peces. Por ejemplo, la formación de un anillo opaco es antes en los peces jóvenes y en las áreas más meridionales. Esta información debería ayudar a los lectores de otolitos con la interpretación del borde del otolito.

Dificultades de interpretación: Estas dificultades podrían explicarse por: 1) el tiempo diferente en la formación de la zona opaca del otolito entre las diferentes áreas durante el primer año; 2) la interpretación del borde de los otolitos; 3) la posible presencia de falsos anillos asociada con la primera madurez (Figura 3); 4) la ralentización del crecimiento en los peces de mayor edad hasta tal punto que las zonas opacas se confunden y son más difíciles de distinguir (Figura 4).

Tabla 1. Criterios utilizados para la asignación de la edad basados en la época de captura y el tipo de borde del otolito.

Periodo del año	Tipo de Borde	Asignación de edad
Enero-Junio	Opaco en adultos	Años=(n+1) de anillos H
	Hialino (H)	Años= (n) de anillos H
	Nuevo Opaco en juveniles	Años= (n) de anillos H
Julio-Diciembre	Nuevo Opaco	Años= (n) de anillos H
	Nuevo Hialino	Años= (n-1) de anillos H

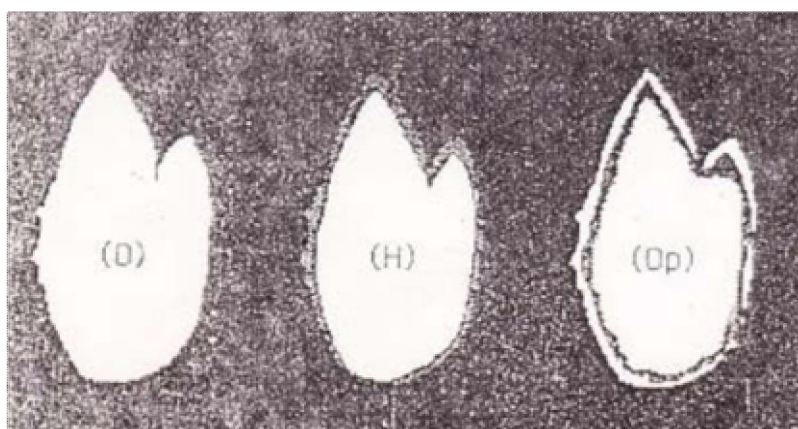


Figura 2. Diferentes bordes de los otolitos que pueden encontrarse en otolitos de peces de 1 año de edad en el primer semestre del año. (Paulino Lucio, pers. comm.)

4. Interpretación del otolito

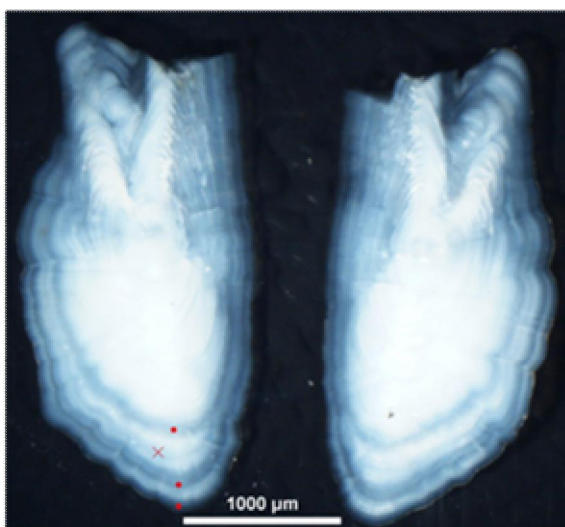
Cuando se trata de interpretar la estructura de los anillos de crecimiento siempre es preferible tener disponibles el par de otolitos enteros. Los otolitos de caballa pueden variar en apariencia y por lo tanto es importante recordar que no existe una zona única donde contar los anillos. Lo ideal es que los anillos translúcidos (hialinos) deben contarse y por lo general las zonas preferidas incluyen la parte anterior (*rostrum*) y las regiones posteriores (*post-rostrum* y *anti-rostrum*). Deben examinarse todas las zonas que sean posibles del otolito y donde la estructura sea clara y los anillos anuales sean visibles. Esto implica generalmente contar en el *rostrum* y también en la zona posterior hasta que el lector esté convencido de que se ha logrado la interpretación correcta. Sin embargo, a veces es posible que otras áreas de los otolitos sean legibles, por ejemplo, el *anti-rostrum*, y la interpretación en estas zonas también se deben considerar, sobre todo si uno de los otolitos está roto, desaparecido o cristalino.

Las edades conflictivas se pueden lograr asignar si se examinan varias zonas de los otolitos (normalmente en peces de mayor edad). Si esto sucede, la de mayor edad es probablemente

la correcta, ya que el análisis de otolitos de peces marcados de edad conocida ha demostrado que los de mayor edad son más consistentes con la información sobre la historia de los peces (Anon., 1987; ICES, 1995). Por lo tanto, como norma general, se debe asignar la mayor edad en caso de duda acerca de la interpretación de los anillos. Sin embargo, esto no significa que los anillos falsos o dobles se deban contar.

5. Anillos falsos y divididos

Siempre es difícil definir la aparición de anillos falsos o divididos en los otolitos para cualquier especie. Por lo general, éstos se identifican correctamente sólo después de mucha experiencia adquirida para una especie en particular. Los anillos falsos o divididos generalmente se consideran aquellos anillos que no están tan bien marcados como los anillos anuales (Figura 3).



La razón de la formación de los anillos falsos o divididos no es seguro, pero podría estar causada por la anomalía en la temperatura, en las condiciones de alimentación o desove, el estrés o enfermedad.

Figure 3. Otolitos de caballa (Talla: 32 cm, 3 años de edad, capturado en enero). Los puntos rojos indican los anillos hialinos (invierno); X indica el anillo falso.

6. Factores que afectan a la formación de los anillos anuales

6.1 FORMACIÓN DEL PRIMER ANILLO DE INVIERNO

La caballa desova de enero a abril en la zona de Portugal (División IXa), de febrero a mayo en el sur del Golfo de Vizcaya (División VIIIc), desde marzo hasta julio en el Mar Céltico y al oeste de Irlanda, y de junio a agosto en el Mar del Norte (Divisiones IVb y IIIa). (ICES, 2015)

Por lo tanto, la cantidad de tiempo disponible para el crecimiento y la formación de la zona opaca en el primer año variará dentro y entre las zonas. Por tanto, es razonable esperar una gran cantidad de variación en la longitud del L_1 (crecimiento primer año en el otolito, medida entre el núcleo y el primer anillo de invierno) y esto debe tenerse en cuenta al interpretar la primera zona opaca y translúcida. Además de la variación del L_1 entre áreas, también se ha demostrado que existe una considerable variación en el L_1 entre años para el Mar Céltico y el Mar del Norte (Dawson, 1991). El lector, por lo tanto, al interpretar la estructura del anillo

debe ser consciente de las fuentes de variación que pueden afectar a la naturaleza de la formación de anillos anuales en el primer año.

6.2 EDAD DE MADUREZ

En la mayoría de los otolitos de caballa, hay un cambio en el patrón de formación de los anillos que está presumiblemente asociado con el inicio de la madurez. Por lo general, el crecimiento se ralentiza cuando el pez desvía gran parte de su energía en la maduración de las gónadas. El efecto resultante sobre el otolito es que en los juveniles se produce una gran cantidad de crecimiento opaco entre los anillos translúcidos que son mucho más estrechos. Después de la madurez, el crecimiento se ralentiza y los anillos tanto los opacos como los translúcidos son más estrechos y por lo tanto están más cercanos entre ellos.

La descripción anterior es sólo una guía para el patrón de formación de los anillos de crecimiento y, obviamente, hay mucha variación en la edad de madurez dentro de una zona, así como entre zonas. También es posible que este cambio en el patrón de formación de anillo asociado con la madurez no esté presente. A veces los otolitos tienen una formación de anillos muy regular, claramente definida con sólo una disminución lineal en la tasa de crecimiento.

6.3 REDUCIDO CRECIMIENTO EN LOS PECES MAS VIEJOS

En la mayoría de los peces jóvenes y de mediana edad, el patrón de crecimiento está bien definido en el otolito con claros contrastes entre las zonas opacas e hialinas. Sin embargo, en los peces de mayor edad, el crecimiento a menudo se ralentiza hasta tal punto que las zonas opacas y translúcidas (hialinas) se confunden y son más difíciles de distinguir y tendrá un aspecto grisáceo (Figura 4). Cuando se observa este tipo de formación del anillo, el lector por lo general encuentra que los anillos translúcidos (hialinos) están muy próximos entre sí y difíciles de identificar. Sin embargo, por lo general cada anillo translúcido estrecho (hialino) y el anillo opaco representan el crecimiento de un año.

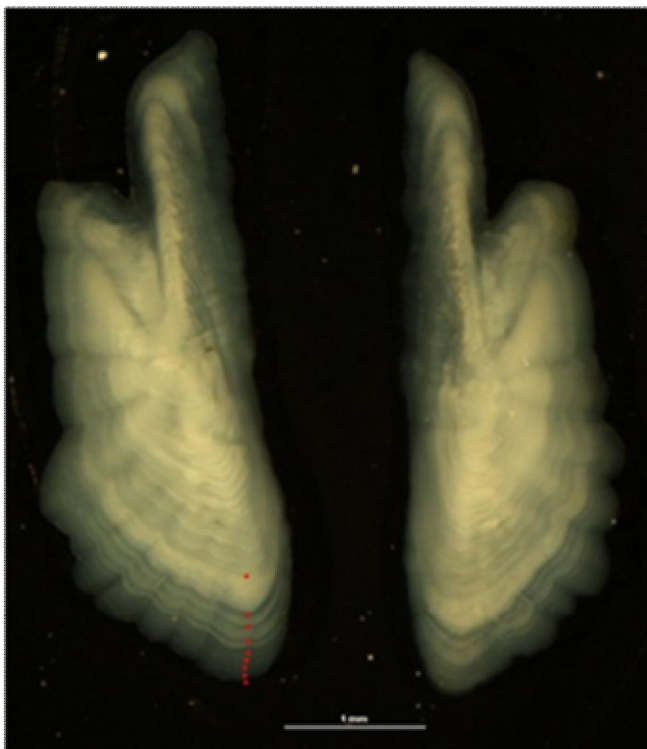


Figura 4. Otolitos de caballa (Talla: 40 cm, 9 años de edad, capturado en marzo). Los puntos rojos indican los anillos hialinos (invierno).

7. Estimación de la edad utilizando imágenes digitales

La lectura sobre imágenes digitales utilizando un analizador de imágenes es un complemento a la lectura de los otolitos utilizando una lupa binocular. Este método es beneficioso por que se preservan los materiales de referencia (las imágenes digitalizadas de los otolitos) y las interpretaciones de las estructuras de edad en la imagen (anotaciones hechas por el lector).

Hay que tener en cuenta que una imagen digitalizada no tiene la misma "información" para el ojo humano y el ordenador. El lector, obviamente, prefiere la mejor imagen posible reflejo de lo que se ve en el microscopio (es decir, que muestre todas las estructuras del otolito), mientras que el equipo simplemente registra una imagen como una matriz de números. Este último permite un amplio abanico de procesamiento posterior, por ejemplo, la mejora de la calidad de imagen, mediciones, etc.

El almacenamiento de todos los otolitos en una base de datos de imágenes, ante todo, preserva todo el material recogido ya que las imágenes no se deterioran como el material biológico (escamas, otolitos), por lo que toda la información se muestra en las fotos y se guardan para siempre. Las imágenes facilitan una serie de cosas:

- Re-estimación de la edad (repetitividad de la lectura)
- Compartir con otros lectores
- Almacenamiento de información acerca de las lecturas (trazabilidad)
- Medidas cuantitativas (curvas de crecimiento, retrocálculo, procesamiento estadístico, etc.)
- Mejoras potenciales de la imagen original para hacer las estructuras más visibles.

La calidad de la imagen digital, obviamente, tiene que ser lo mejor posible, por tanto, se debe prestar atención al ajuste de la luz, aumentos, etc. Es muy recomendable que la calidad tanto del microscopio (en particular el objetivo) y la cámara utilizada sea lo mejor posible. La capacidad de píxeles y la sensibilidad a la luz de la cámara son de particular importancia.

Asegurarse de que la imagen sea de la mejor calidad implica una serie de cosas:

- Una buena preparación de la muestra (cada especie tiene su propio método específico)
- Se debe prestar especial atención a la luz, el objetivo debe tener un fuerte contraste entre las zonas opacas y translúcidas (evitar las imágenes sobreexpuestas)
- La imagen digitalizada debe ser lo más parecida posible a la imagen que se tiene bajo el microscopio
- Las imágenes tienen que estar calibradas (usando un micrómetro como referencia) con la máxima precisión

- La base de datos de las imágenes se debe conectar con una base de datos que posea la totalidad de los datos biológicos de los peces.

Al realizar las estimaciones de edad directamente sobre la imagen digitalizada, las estructuras de edad se deben poder marcar aplicando un sencillo software de análisis de imagen. Esto facilita una serie de medidas post-procesamiento, como por ejemplo, lograr distancias medias entre los anillos, comparación de la curva de crecimiento de un otolito específico con la curva de crecimiento global de los otolitos de una determinada muestra / trimestre / etc. También si es posible hacer retrocálculo de la talla y el análisis estadístico adicional. Hay que reconocer sin embargo, que la mayor parte de esto sólo se puede lograr de forma fiable en las imágenes de otolitos enteros y no en otolitos seccionados.

8. Control de calidad de las lecturas de edad

La interpretación y conteo de los anillos de crecimiento (lectura de edad) en cada otolito se realiza dos veces, en ocasiones separadas. Las lecturas para un otolito dado se aceptan sólo si resultan coincidentes en las dos ocasiones. Si existen discrepancias entre las dos lecturas se realiza una tercera. Otolitos difíciles de interpretar se descartan.

Además de la edad estimada, también se asigna una calidad (o credibilidad) de la interpretación de la edad, de acuerdo al “3 point grading system” recomendado en WKNARC (ICES, 2011 y 2013). Se distinguen 3 posibles resultados de calidad de la interpretación (AQ):

- **AQ1. Otolitos fáciles de leer**, cuya interpretación no resulta dudosa en una primera lectura. La edad estimada se considera como la edad final del individuo;
- **AQ2. Otolitos difíciles de leer**, cuya interpretación resulta dudosa en una 1ª lectura y que hay examinarlos nuevamente. Si la edad estimada en la 2ª lectura es la misma que en la 1ª, se asigna dicha edad como edad final del individuo. Si persisten las dudas entre las dos edades, se lee una 3ª vez, asignándose la edad más frecuente de las tres o bien dejándose la edad con dos valores (ej. 5/4). De cara a la elaboración de las claves talla-edad, estos otolitos cuya interpretación presenta dudas entre dos edades, se asigna como perteneciente a la edad que presente una cierta mayor confianza (que es el valor situado en primer lugar de los dos, ej. 5 para la edad 5/4);
- **AQ3. Otolitos cuya interpretación es prácticamente imposible** o muy dificultosa, con dudas entre 3 edades o más. Esos otolitos son excluidos de análisis posteriores.

9. Colección de otolitos de referencia

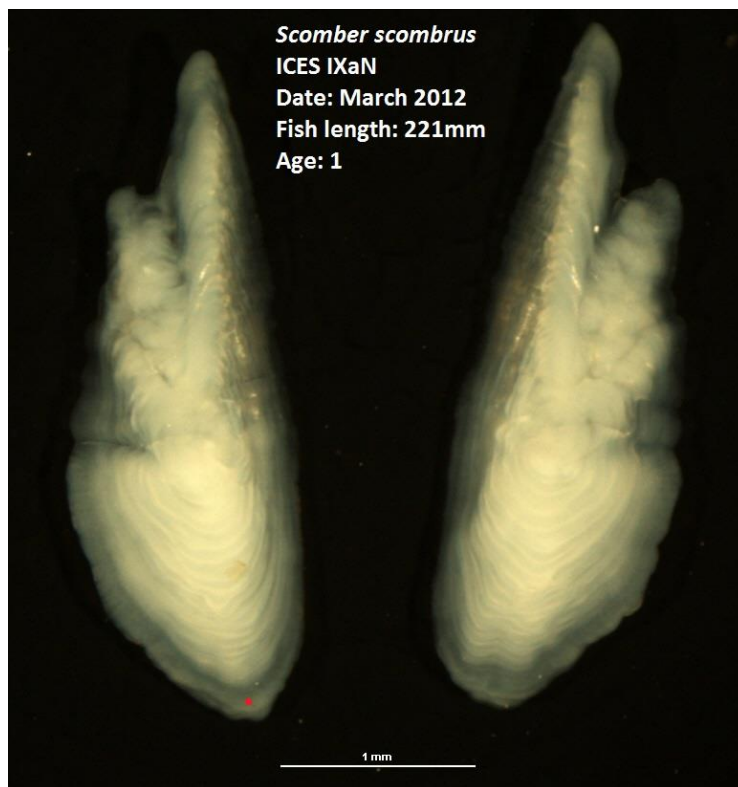
Para la caballa, actualmente no existe una colección de referencia internacional de imágenes de otolitos. Sin embargo, se han añadido aquí imágenes de otolitos de caballa determinados

por una experta aunque no se hayan calibrado con otros lectores, pero que creemos útiles para el lector de este documento, hasta que haya una colección referenciada, previsiblemente en el próximo taller en 2017. Estas imágenes corresponden a otolitos de ejemplares de las Divisiones VIIIc y IXa Norte.

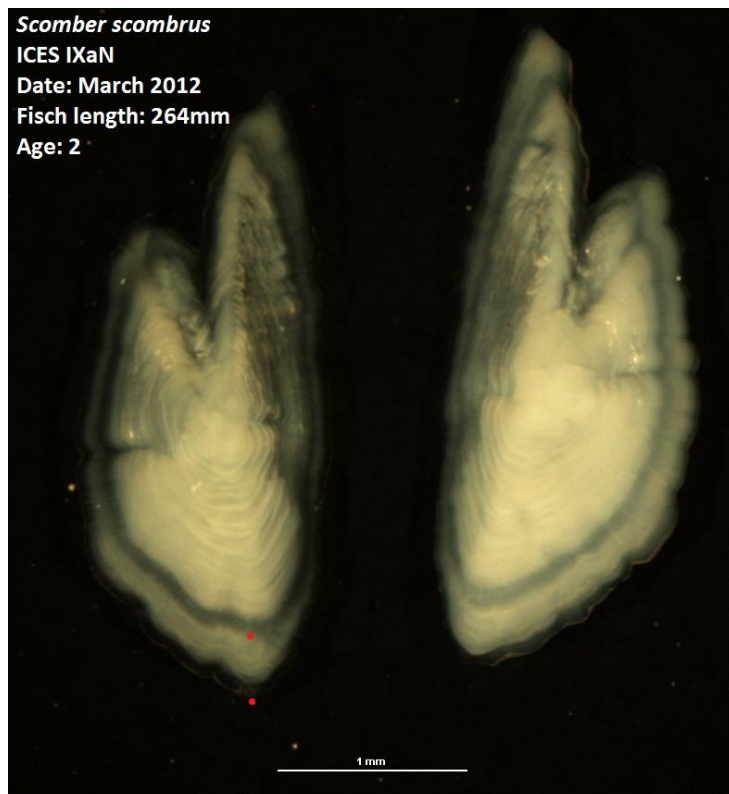
Edad 0



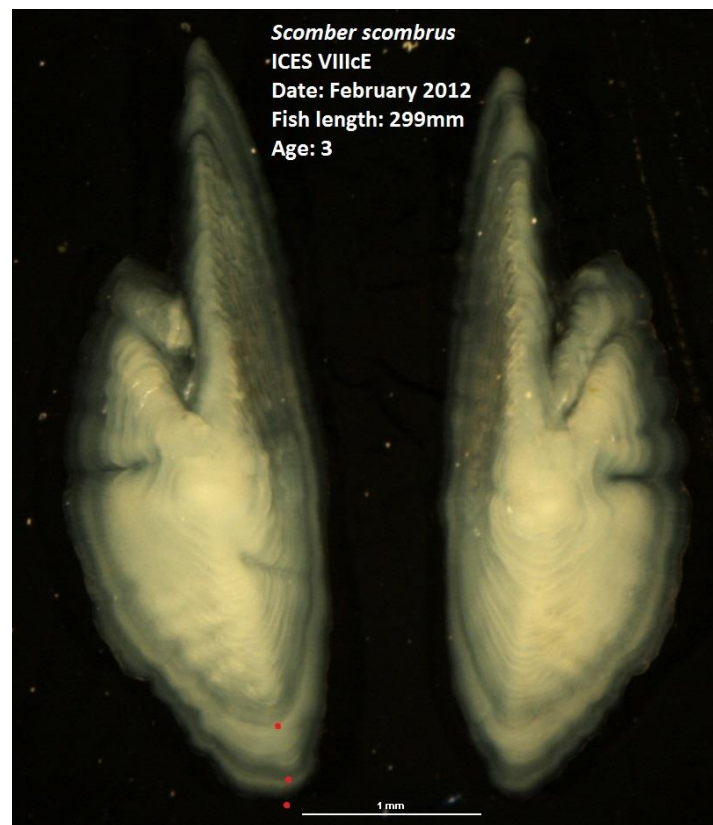
Edad 1



Edad 2



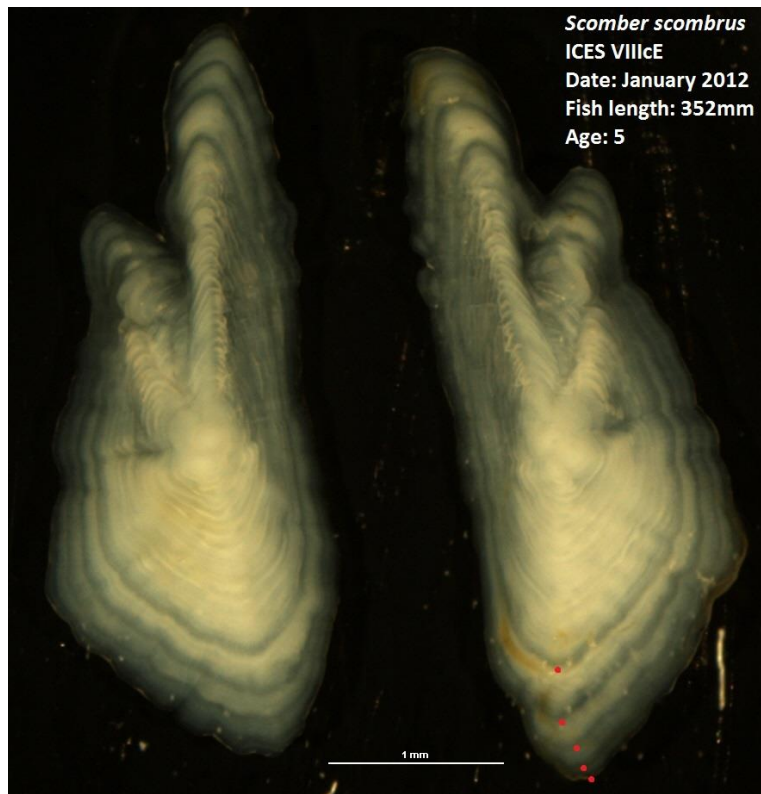
Edad 3



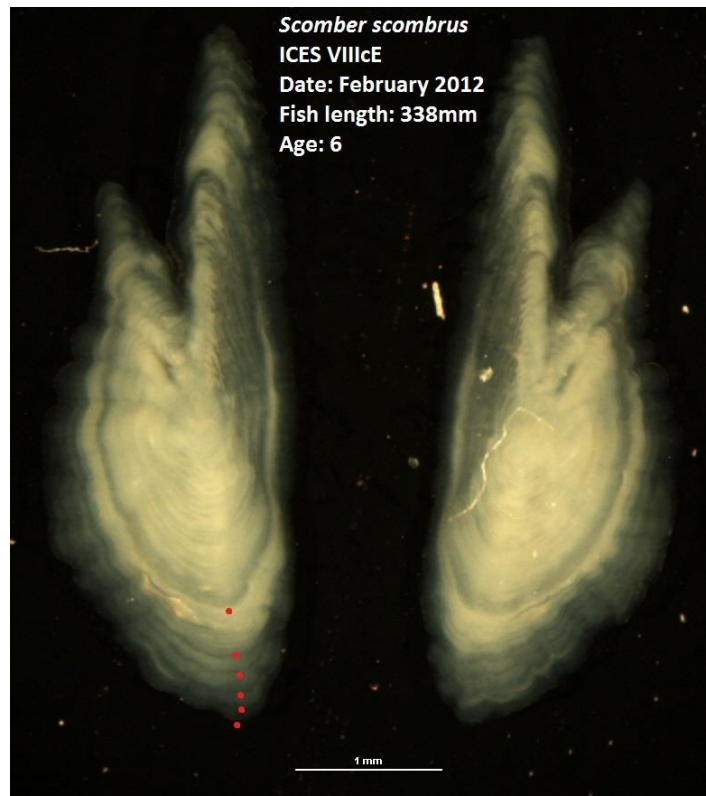
Edad 4



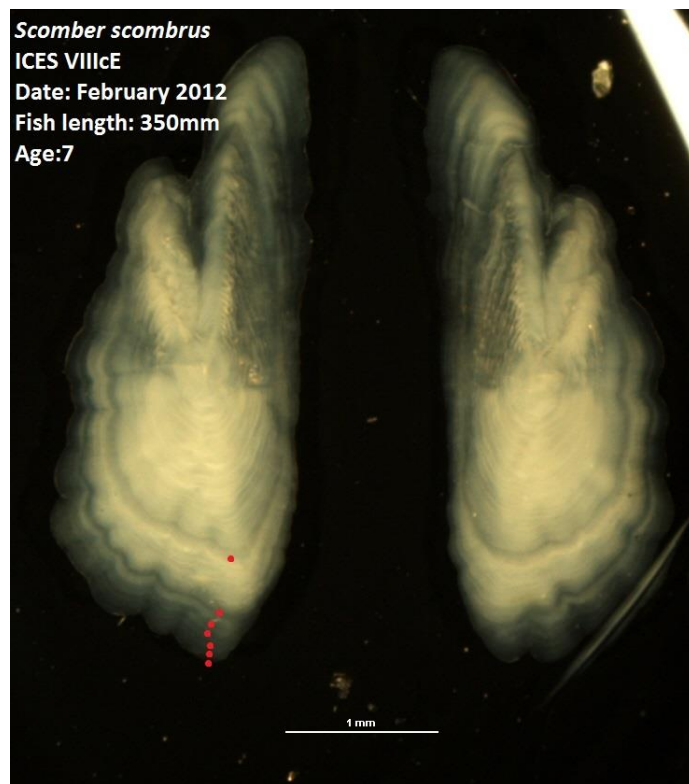
Edad 5



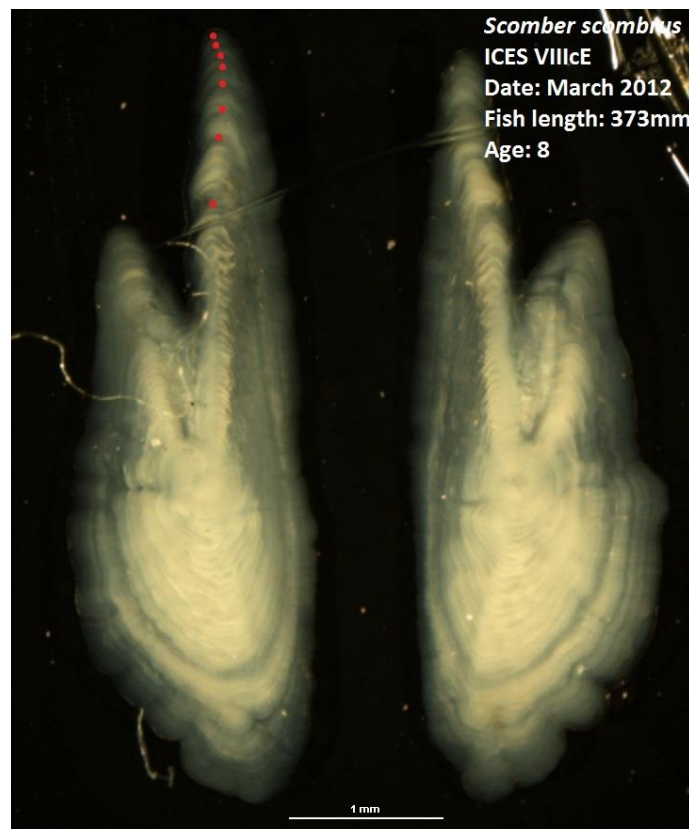
Edad 6



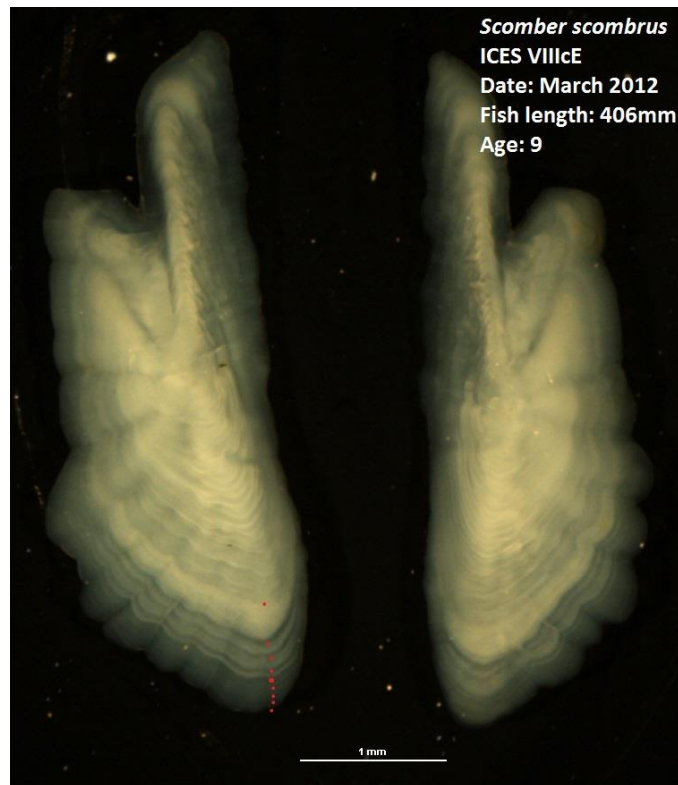
Edad 7



Edad 8



Edad 9



10. Referencias

Anon., 1987a. Report of the Mackerel Age Determination Workshop, Lowestoft, 1-6 June 1987.

Anon., 1993b. Report of the Mackerel and Horse Mackerel Egg Production Workshop. ICES C.M. 1990/H:4, 142pp.

Dawson, Wendy A. 1991. Otolith measurement as a method of identifying factors effecting first-years growth and stock separation of mackerel (*Scomber scombrus* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer., 47: 303-317.

ICES, 1995. - Report of the Mackerel Otolith Reading Workshop. ICES cm 1995/H: 1, 45 p.

ICES, 2010. Report of the Workshop on Age Reading of Mackerel (WKARMAC). ICES CM 2010/ACOM: 46

ICES, 2011. Report of the Workshop of National Age Readings Coordinators (WKNARC), 5-9 September 2011, Boulogne-sur-Mer, France. ICES CM 2011/ACOM:45. 175 pp.

ICES, 2013. Report of the Second Workshop of National Age Readings Coordinator (WKNARC-2). ICES CM 2013/ACOM: 52

ICES, 2015. Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWISE). ICES CM 2015/ACOM:15

Jansen, T. and Gislason, H. 2011. Temperature affects the timing of spawning and migration of North Sea mackerel. *Continental Shelf Research*, 31: 64–72.

Jansen, T., Gislason, H. 2013. Population Structure of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*). *PLoS ONE* 8(5): e64744. doi:10.1371/journal.pone.0064744.

Jansen T, Campbell A, Kelly C, Hatun H, Payne MR. 2012. Migration and Fisheries of North East Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) in Autumn and Winter. *PLoS ONE* 7(12): e51541. doi:10.1371/journal.pone.0051541.

Jansen, T., Campbell, A., Brunel, T., Worsøe Clausen, L. 2013. Spatial Segregation within the Spawning Migration of North Eastern Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) as Indicated by Juvenile Growth Patterns. *PLoS ONE* 8(2): e58114. doi:10.1371/journal.pone.0058114.

Navarro, M.R., Villamor, B., Myklevoll, S., Gil, J., Abaunza, P. & Canoura, J. 2012. Maximum size of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) and Atlantic chub mackerel (*Scomber colias*) in the Northeast Atlantic. *Cybio* 2012, 36(2): 406-408

Olafsdottir, A., Slotte, A., Jacobsen, J. A., Oskarsson, G., Utne, K., & Nøttestad, L. (2014). Changes in the growth of North East Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) 1984-2013 in relation to spawning stock biomass and environmental conditions. ICES C.M. 2014/ACOM:43:WD.

Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. and Wright, P.J. 2002. Manual of Fish Sclerochronology. IFREMER-IRD co-edition, Brest. 464 pp.

Punzón, A. and B. Villamor. 2009. Does the timing of the spawning migration change for southern component of North East Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*, L. 1758)? A approximation by the fishery analyses. *Continental Shelf Research* 29: 1195–1204

Solá, A., L. Motos, C. Franco & A. Lago de Lanzós. 1990. Seasonal occurrence of pelagic fish eggs and larvae in the Cantabrian Sea (VIIIc) and Galicia (IXa) from 1987 to 1989. ICES CM 1990/H: 26, 38 p.

Uriarte, A., Alvarez, P., Iversen, S., Molloy, J., Villamor, B., Martins, M.M., Myklevoll, S., 2001. Spatial pattern of migration and recruitment of North East Atlantic Mackerel. ICES C.M. 2001/O:17

Villamor, B., Bernal, M. and Hernández, C. 2004a. Models describing Mackerel (*Scomber scombrus*) early life growth in the North and Northwest of the Iberian Peninsula in 2000. *Sci. Mar.* 68(4): 571-583.

Villamor, B., Abaunza P. and Fariña A.C., 2004b. Growth variability of Mackerel (*Scomber scombrus*) off north and northwest Spain and a comparative review of the growth patterns in the northeast Atlantic. *Fish. Res.*, 69: 107-121.

Villamor, B., 2008. La caballa *Scomber scombrus* L., 1758, del Atlántico nordeste: estudio biológico y de la población en aguas del norte y noroeste de la península Ibérica. Tesis Doctorales, 249 p. Instituto Español de Oceanografía.

Villamor, B., P. Carrera, C. Hernandez. 2013. Changes of some biological traits of the southern component of the NEA Mackerel (*Scomber scombrus*), 1990-2012: mean length and mean weight-at-age, length-weight relationships and condition. Working Document to WGWIDE, Copenhagen, 27 August-2 September 2013. ICES CM 2013/ACOM:15

Villamor, B., Landa, J., Antolínez, A., Barrado, J., Dueñas, C., Hernández, C., Meijide, M., Navarro, M.R., Riveiro, I. 2015. Age determination procedures for pelagic and benthic species from ICES area in Spanish Institute of Oceanography (IEO). IEO internal Document. Repositorio IEO <http://hdl.handle.net/10508/9095>

Villamor, B., Landa, J., Antolinez, A., Barrado, J., Dueñas, C., Hernandez, C., Meijide, M., Navarro, M.R., Riveiro, I. 2016. Manual de Determinación de la edad de especies pelágicas y bentónicas del área del ICES. Documento Interno del IEO. Repositorio IEO